Rev. Soc. Entomol. Argent. 56 (1-4): 21-30, 1997

Evidencia de cortejo copulatorio en el orden Scorpiones (Arachnida), con un análisis en *Zabius fuscus* (Buthidae)

PERETTI, ALFREDO V.
Cátedra de Diversidad Animal I, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Avda. Vélez Sársfield 299, 5000 Córdoba, Argentina.

☐ **ABSTRACT. Evidence of copulatory courtship in the order Scorpiones (Arachnida), with an analysis in *Zabius fuscus* (Buthidae).** The presence of courtship behavior during and after sperm transfer of scorpions is studied. The whole literature on mating behavior of scorpions was reviewed. The review included six families, 22 genera, and 37 species. In laboratory conditions, the mating and sperm transfer on *Zabius fuscus* (Buthidae) were recorded. The relationship between copulatory courtship and sperm uptake was studied, 11 % of the species show copulatory courtship. The behavioral patterns of copulatory courtship in scorpions are the rubbings with cheliceres (RQ) and legs (RP). The occurrence of these patterns may be restricted by mechanism of female subjection during sperm transfer. The possible underestimate of the frequency of copulatory courtship in scorpions is discussed. ☐

INTRODUCCIÓN

A partir del enunciado de Thornhill (1983) sobre la existencia de elección femenina encubierta ("female cryptic choice"), actualmente se está produciendo un proceso de revisión general del cortejo de las especies con fertilización interna. Por medio de este tipo de elección, la hembra puede en cierta forma promover, influir positiva o negativamente en procesos post-inseminatorios (transporte de esperma, utilización en fertilización de huevos, etc.).

Eberhard (1991) ha postulado que en las especies en las que esto se presenta, la selección favorecería en el macho la aparición de estrategias de conducta o de estructuras genitales que induzcan a la hembra a realizar los procesos de post-intromisión que incrementen su oportunidad de fertilización. También se incluyen estructuras no genitales (patas, alas, etc.) que intervienen en el cortejo y componentes químicos del esperma. La aparición de conductas típicas de cortejo durante o después de la cópula, cumpliría esa función, comportamiento denominado "cortejo copulatorio" (Eberhard, 1991). Si se considera que un macho efectúa el cortejo para inducir a que la hembra fertilice sus huevos con sus espermatozoides, su realización durante o después de la inseminación promovería que ella luego realice los procesos que incrementen sus posibilidades de paternidad. En cuanto a los *genitalia*, Eberhard (1985, 1993a, b, c) sostiene que ciertas estructuras, tales como espinas, tubérculos y otras ornamentaciones, servirían para la misma finalidad. Éstas se utilizarían para excitar a la hembra, actuando a modo de "cortejo interno" (Eberhard, 1985) dentro de sus vías genitales o para asociarse de forma más precisa con los *genitalia* de ella. La presencia de cortejo copulatorio y/o excitación por medio de los *genitalia* sería un valioso indicativo de la existencia de elección femenina encubierta, estando ella bajo una considerable presión de selección sexual (Eberhard, 1990).

Si bien esta teoría ha sido analizada en ciertos grupos de insectos y arañas (Eberhard, 1991, 1992a, b, 1993a, b, c, 1994; Rodríguez & Eberhard, 1994), actualmente está en etapa de comprobación. Principalmente es necesario confirmar ciertos supuestos, tales como si la realización de cortejo copulatorio realmente incrementa el éxito de la inseminación y/o fecundación. Además, una tarea importante es examinar otros grupos para determinar si el fenómeno está realmente generalizado, o si está limitado a ciertos grupos taxonómicos.

El presente trabajo tiene como objetivo determinar si existe cortejo copulatorio en el orden Scorpiones, considerando en el análisis todas las especies estudiadas hasta el momento. Si bien en este grupo por el tipo de mecanismo de inseminación -con espermatóforo (Thomas & Zeh, 1984; Polis & Sissom, 1990)- está más generalizado el término "transferencia espermática" que "cópula", también conviene utilizar este último para facilitar el análisis. Además, desde un punto de vista funcional, en los escorpiones la hembra realmente "copula" con el espermátoforo, proceso

que el macho guía y dirige (Polis & Sissom, 1990; Peretti, 1992; Benton, 1993). Recientemente, en muchas especies de Bothriuridae se han establecido las secuencias de los patrones de conducta que intervienen en el cortejo "pre-copulatorio" (Peretti, 1991, 1993, 1995a, 1996). Esto se suma a lo que se conoce en el resto del orden sobre las posibles funciones de los distintos patrones generales de cortejo ya identificados (Tabla I), hecho que permite comenzar a abordar este tema. Debido a que los escorpiones transfieren su esperma por medio de un espermatóforo, es posible determinar si aquél pasa o no al interior de la hembra. Cabe señalar que esto representa una ventaja metodológica para el investigador, comparado con los animales que poseen pene u otros órganos copuladores, en los cuales puede ser más difícil determinar a simple vista si se ha transferido o no esperma durante la cópula. Por tal motivo, este trabajo incluye como complemento un estudio preliminar sobre la relación que existe entre el cortejo copulatorio y la transferencia espermática.

MATERIAL Y MÉTODOS

Estudio comparado del orden Scorpiones. Se revisaron los trabajos publicados sobre el comportamiento de apareamiento en escorpiones, más datos inéditos de *Timogenes dorbignyi* (Guérin) (Bothriuridae). Esto incluye un total de seis familias, 22 géneros y 37 especies (Tabla II). Sólo se han considerado los trabajos originales, ya que ulteriores publicaciones comparativas pueden omitir la cita de conductas asociadas al cortejo copulatorio. Con los datos registrados se confeccionaron tablas

Tabla I. Conductas de cortejo del macho para la excitación sexual e inhibición de la agresión en la hembra. Entre paréntesis figuran las denominaciones que han utilizado otros autores. Para cada conducta se especifica su función y se citan los trabajos que analizaron (*) o propusieron dicha función. (1) Conductas presentes en *Zabius fuscus*.

Tipos generales de conductas	Función	Referencias
"Arqueo conjunto de metasomas (AMC)" (Arbre droit , clubbing) (1)	Inhibe la agresión de la hembra	Polis & Sissom, 1990; Peretti, 1991, 1993
"Clavada de aguijón (CLA)" (piqûres sexuelles, sexual mating, pungere)	Ídem	Polis & Sissom, 1990; Peretti, 1993 (*)
"Estremecimientos pre y post agarre de hembra (EPA/EPOA)", "vibración (VIB)" (variantes de juddering) (1)	Reconocimiento sexual, secundariamente excitación sexual	Alexander, 1959; Polis & Sissom, 1990; Gaffin & Brownell, 1992 (*); Peretti, 1995a (*)
"Frote con pinza (FP)"	Inhibe la agresión de la hembra	Peretti, 1993
"Jaladura y aproximación (JA)"	Excitación sexual	Peretti, 1993
"Roce con quelíceros (RQ)" (kiss, kissing, embrassades, chericeral massage) (1)	Excitación sexual, inhibidor de la agresión de la hembra	Polis & Farley, 1979; Polis & Sissom, 1990; Peretti, 1991, 1993 (*), en prensa
"Roce con patas (RP)" (trilling, thrills, tickling, trilles, trillerphase) (1)	Excitación sexual	Peretti, 1991, 1993 (*)
"Roce con glándulas del metasoma (RP)"	Excitación sexual, inhibidor de la agresión	Peretti, 1993 (*), 1995a
"Sacudida del metasoma (SAC)"	Ídem	Peretti, 1993
Total: 9	en *Z. fuscus*: 4	

de presencia-ausencia de conductas para determinar las frecuencias del cortejo copulatorio en las especies, géneros y familias, así como qué tipos de patrones intervienen. De acuerdo con el criterio de Eberhard (1991) se considera que una especie tiene cortejo copulatorio si al menos un trabajo lo describe. Se considera que una familia o género lo presenta si fue descripto al menos en una especie.

Para la identificación y descripción de los patrones de conducta se siguieron las pautas ya establecidas en trabajos anteriores (Peretti, 1991, 1996). Para definir cuándo una conducta podía ser considerada de "cortejo", se tuvieron en cuenta los conceptos ya establecidos por Alexander (1957,

Tabla II. Lista de las 37 especies y subespecies de escorpiones en las que se analiza si presentan cortejo copulatorio o no. Sólo se han considerado los trabajos que incluyen la secuencia completa de al menos una transferencia espermática. * Especies estudiadas con mayor detalle.

Taxón	Tipo de espermatóforo	País	Referencias	Cortejo copulatorio
BUTHIDAE				
Androctonus australis (Linné)	flageliforme	Argelia	Auber-Thomay, 1974	no
Buthus occitanus Amoreux	"	Francia	Auber, 1963	no
Hottentota judaica (Simon)	"	Israel	Shulov & Amitai, 1958	no
Leiurus quinquestriatus (Hemprich & Erenberg)*	"	Israel	Shulov & Amitai, 1958; Abushama, 1968; Benton, 1992	si
Parabuthus planicauda Pocock*	"	Sudáfrica	Alexander, 1959	no
Mesobuthus tamulus tamulus (Fabricius)	"	India	Yadav & Kamble, 1989	no
Centruroides vittatus (Say)	"	USA	McAlister, 1965	no
C. guanensis cubensis Armas	"	Cuba	Armas, 1980	no
C. gracilis Armas	"	Cuba	Armas, 1980	no
C. armadai Armas	"	Cuba	Armas, 1980	no
Rophalurus garridoi Armas	"	Cuba	Armas, 1986	no
Tityus trinitatis Pocock*	"	Trinidad	Alexander, 1959	no
T. bahiensis (Perty)	"	Brasil	Bücherl, 1956; Matthiesen, 1960	no
T. trivittatus Kraepelin	"	Brasil	Bücherl, 1956	no
T. fasciolatus Pessôa	"	Brasil	Lourenço, 1979	no
Zabius fuscus (Thorell)*	"	Argentina	Peretti, 1991	si
Isometrus maculatus (De Geer)	"	Tanzania	Probst, 1972	no
CHACTIDAE				
Euscorpius italicus (Herbst)*	lameliforme	Italia	Angermann, 1955, 1957	no
E. carpathicus (Linné)	"	Italia	Angermann, 1955, 1957	no
E. flavicaudis (De Geer)*	"	Italia e Inglaterra	Angermann, 1955, 1957; Benton, 1993	si
Megacormus gertschi Díaz	"	México	Francke, 1979	no
DIPLOCENTRIDAE				
Nebo hierichonticus (Simon)*	"	Israel	Shulov & Amitai, 1958; Rosin & Shulov, 1963	no
Didymocentrus trinitarius (Franganillo)	"	Cuba	Armas, 1980	no
SCORPIONIDAE				
Ophisthophthalmus latimanus (C. L. Koch)*	"	Sudáfrica	Alexander, 1956, 1957, 1959	no
Pandinus imperator (C. L. Koch)	"	África	Garnier & Stockmann, 1971, 1972	no
VAEJOVIDAE				
Paruroctonus mesaensis Stahnke*	"	USA	Polis & Farley, 1979	si
P. luteolus (Gertsch & Soleglad)	"	USA	Polis & Farley, 1979	no
BOTHRIURIDAE				
Bothriurus bonariensis (C. L. Koch)*	"	Uruguay y Argentina	Zolessi, 1956; Peretti, 1992, 1993	no
B. chacoensis Maury & Acosta	"	Argentina	Peretti, 1993	no
B. flavidus Kraepelin*	"	Argentina	Ábalos & Hominal, 1974; Peretti, 1993, 1995b, 1996	no
B. prospicuus Mello-Leitão	"	Argentina	Peretti, 1993	no
B. araguayae Vellard	"	Brasil	Matthiesen, 1968	no
Timogenes elegans (Mello-Leitão)*	"	Argentina	Peretti, 1993	no
T. dorbignyi (Guérin)*	"	Argentina	Peretti, inéd.	no
Urophonius iheringii Pocock*	"	Argentina	Maury, 1968; Peretti, 1993	no
U. brachycentrus (Thorell)	"	Argentina	Peretti, 1993	no
Brachistosternus borellii Kraepelin	"	Argentina	Roig Alsina, 1973	no

1959), Garnier & Stockmann (1972), Polis & Sissom (1990), Peretti (1991, 1993) y Benton (1992, 1993). También se usó el criterio de Eberhard (1991) cuando se emplearon los conceptos de repetición rítmica (las conductas de cortejo se repiten rítmicamente durante el mismo o diferentes apareamientos) y estereotipia (las conductas se realizan de la misma forma), y adecuado movimiento para estimular a la hembra. De acuerdo con estos lineamientos, no se incluyen como cortejo copulatorio los patrones que tienen una función claramente mecánica, tal como sujetar a la hembra durante la inseminación (por toma de pinzas, patas, etc.) ni los que son de naturaleza agonística (curvaturas del metasoma, aguijoneos), si bien en parte esto puede resultar en una subestimación cuantitativa.

Análisis del cortejo copulatorio en *Zabius fuscus*. Además de los datos preliminares obtenidos con anterioridad en esta especie (Peretti, 1991), para el presente trabajo se realizaron nuevas observaciones de apareamientos (N = 12) en terrarios de 50 x 50 x 15 cm, teniendo como sustrato tierra y piedras provenientes de su ambiente natural - ejemplares capturados en localidades de las Sierras Chicas (San Roque, Cuesta Blanca) de Córdoba-. Se anotaron directamente en planillas y por medio de relatos grabados en cassettes de audio las conductas exhibidas por el macho y la hembra. Se filmaron cuatro secuencias de apareamiento. Se identificaron los patrones de cortejo copulatorio y se calculó el porcentaje de machos que lo exhibió. En cada caso se determinó si el espermatóforo fue utilizado o no; debido a que en esta especie las paredes del espermatóforo son transparentes, con lupa estereoscópica fue posible observar con detalle si quedaba o no esperma en su interior. Además, mediante observación directa de la abertura genital femenina y disección complementaria de hembras se verificó que el contenido expulsado hubiese ingresado al atrio genital. Los ejemplares para consulta ("voucher specimens") están depositados en la colección de referencia de la Cátedra de Diversidad Animal I, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba.

RESULTADOS

Presencia del cortejo copulatorio en el orden Scorpiones. Los patrones de cortejo copulatorio identificados en escorpiones son dos (Figs. 1, 2): roce con quelíceros del macho a los de la hembra (RQ) y roce con el primer par de patas del macho a la cara ventral de la hembra (RP), estos últimos pueden incluir roces cerca de la abertura genital. El cortejo copulatorio, ya sea con uno o los dos patrones, está presente en cuatro de las 37 especies de escorpiones (esto representa el 11%) que han sido estudiadas hasta el momento (Tablas II, III); 32 % no lo efectúa y en el 57 % de ellas los trabajos revisados (Tabla II) no han analizado en detalle la transferencia espermática, pudiendo existir conductas de cortejo durante la inseminación. De estos trabajos, el mayor porcentaje corresponde a estudios efectuados en Buthidae y Chactidae, en tanto que Bothriuridae es la familia donde hay mayor certeza de que no existe cortejo copulatorio, por lo menos en las especies analizadas.

De las cuatro especies que presentan cortejo copulatorio, dos son Buthidae (Tabla III). Cabe destacar que las cuatro especies han sido estudiadas recientemente (1979-1993). En todas ellas, los mismos patrones de conducta del cortejo copulatorio, "Roce con quelíceros" (RQ) y "Roce con patas" (RP), también se efectúan durante el cortejo pre-copulatorio. Esto representa la realización de un promedio de 1,75 ± 0,83 patrones durante el cortejo copulatorio. RQ se encuentra en todas las familias analizadas, y en la mayor parte de los géneros (95,4 %) y especies (97,3 %). El patrón RP está ausente en Diplocentridae y Vaejovidae, y además es el menos representado en los géneros (54,5 %) y especies (46 %) del total estudiado.

RQ y RP representan el 20 % de los patrones del cortejo pre-copulatorio que se conoce que funcionarían para la excitación sexual y/o inhibición de las tendencias agresivas de la hembra (Tabla I). Como cortejo copulatorio, los patrones RQ y RP se realizan casi exclusivamente durante la transferencia espermática (Tabla IV), sólo en el Buthidae *Leiurus quinquestriatus* (Hemprich & Ehrenberg) se exhibe también después de la inseminación.

De acuerdo con lo observado, el cortejo copulatorio de los escorpiones involucra (en las especies estudiadas) exclusivamente a los quelíceros y patas del macho como partes utilizadas para tocar y/o rozar a la hembra. A partir de esto y comparando las formas de sujeción de la hembra durante la transferencia espermática (Figs. 3-5), se observa una relación entre éstas y la presencia-ausencia de cortejo copulatorio (Tabla V). El patrón RQ obviamente no se puede realizar en especies donde el macho sujeta a la hembra con sus quelíceros. *Euscorpius flavicaudis* (De Geer) (Chactidae) que tiene este tipo de sujeción, sí realiza RP (Tabla IV), dado que las patas nunca se ven afectadas para tomar a la hembra. Comparando todo el orden, se determina que el cortejo copulatorio aparece en especial en aquellos grupos donde el macho sujeta a la hembra sólo con las pinzas, por ejemplo en Buthidae o Vaejovidae, siendo al parecer menos frecuente cuando existe una forma de sujeción más compleja. Está ausente en los géneros *Bothriurus* Peters y *Urophonius* Pocock de Bothriuridae, donde los machos sujetan a la hembra por

Tabla III. Familias, géneros y especies de escorpiones que presentan cortejo copulatorio. "Sin movimiento" incluye los trabajos que explicitan que no existen conductas de cortejo durante o después de la inseminación; "sin mención" abarca los trabajos que no han descripto en detalle la conducta del macho durante la inseminación; "?"= estudios que citan conductas del macho que podrían ser de cortejo pero que no están confirmados. Un género se incluye en el ítem "sin mención" cuando no posee, al menos, una especie que pueda ser incluida en alguno de los otros ítems.

Taxones analizados	Nro.	Cortejo copulatorio	Sin movimiento	Sin mención	?
BUTHIDAE					
géneros	11	2	-	6	3
especies	17	2	-	12	3
CHACTIDAE					
géneros	2	1	-	1	-
especies	4	1	-	3	-
DIPLOCENTRIDAE					
géneros	2	-	1	-	1
especies	2	-	1	-	1
SCORPIONIDAE					
géneros	2	-	1	-	1
especies	2	-	1	-	1
VAEJOVIDAE					
géneros	1	1	-	-	-
especies	2	1	-	1	-
BOTHRIURIDAE					
géneros	4	-	4	-	-
especies	10	-	10	-	-
Totales					
familias	6	3	1	-	2
géneros	22	4	6	7	5
especies	37	4	12	16	5

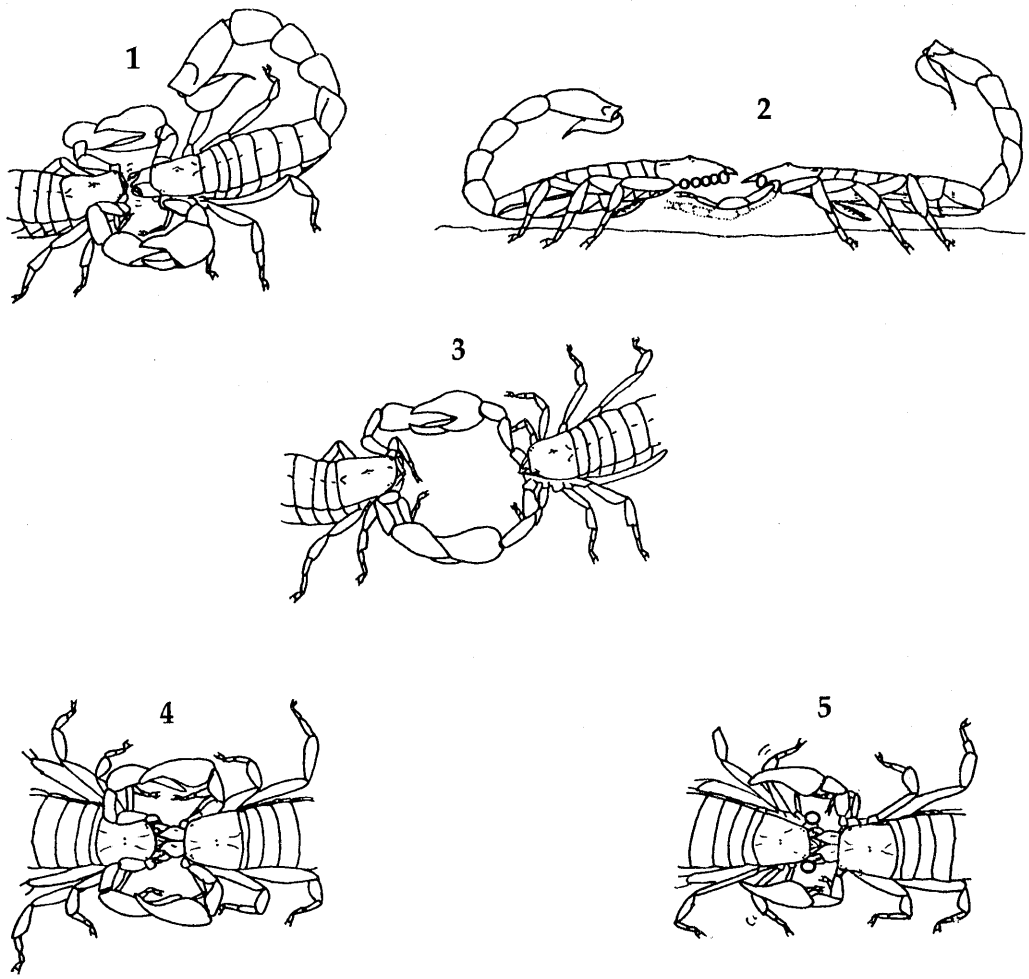
sus quelíceros y del 2do.- 4to. par de patas durante la inseminación (Fig. 5), incluyendo a la mayoría de las especies con la condición "sin movimiento" (Tabla V).

Análisis del cortejo copulatorio en *Zabius fuscus*. En *Z. fuscus* el cortejo copulatorio estuvo compuesto por RQ y RP (34 % de las secuencias) o bien solamente por uno de estos patrones (66 % de las secuencias). Esto significa la realización de un promedio de 1,33 ± 0,47 (rango: 1-2) patrones distintos durante el cortejo copulatorio. El 80 % de los patrones se inició durante la ubicación de la hembra sobre el espermátoforo. Los restantes recién comenzaron durante la inseminación. Finalizada la transferencia espermática (duró entre 2-4 segundos) el macho soltó a la hembra, alejándose ella rápidamente del lugar. Cabe señalar que un mismo macho puede realizar cortejo copulatorio en un apareamiento y luego no efectuarlo en otro y viceversa.

Los patrones RQ (duración: 8,6 ± 4,5 segundos) y RP (duración: 12,6 ± 4,3 segundos) se realizaron en una alta frecuencia durante el cortejo precopulatorio (Tabla VI), constituyendo los más característicos de esta especie. No se observó que la realización de cortejo copulatorio resulte necesariamente en la utilización total del espermatóforo (Tabla VI), por ejemplo, en dos secuencias los machos efectuaron los patrones de cortejo copulatorio pero no se transfirió todo el contenido espermático. Además, no hubo diferencias significativas (test de Mann-Withney: P> 0,10; nivel de significación usado: 0,05) en las frecuencias de RQ y RP del cortejo pre-copulatorio entre los machos que después efectuaron cortejo copulatorio o no (Tabla VI, Fig. 6).

DISCUSIÓN

A partir de los resultados obtenidos, se confirma la existencia de cortejo copulatorio en escorpiones. Si bien en las 37 especies estudiadas su frecuencia parecería ser baja, su sola presencia señala como probable la existencia de algún tipo de mecanismo de "elección críptica" de la hembra hacia el macho durante o después de la inseminación. Sin embargo, no debería descartarse la posibilidad de que los valores de presencia del cortejo copulatorio sean más altos, ya que muchos trabajos se basan en la observación de un solo apareamiento o bien ocurre que los patrones de conducta fueron analizados muy superficialmente. Así por ejemplo, si se considera sólo las especies que habrían sido estudiadas con mayor



Figs. 1-5. 1, 2, Patrones de conducta del cortejo copulatorio; 3-5, sujeción de la hembra durante la inseminación. 1, Roce con quelíceros (RQ): el macho roza continuamente con sus quelíceros evertidos a los de la hembra; 2, roce con patas (RP): el macho roza con su primer par de patas el vientre de la hembra (en este caso cerca de su región genital); 3, toma de las pinzas de la hembra (TP); 4, toma de las pinzas (TP) y toma de los quelíceros (TQ) de la hembra; 5, toma de los quelíceros (TQ) y del 2do., 3ro. o 4to. par de patas (T 2do.-4to. P) de la hembra.

Tabla IV. Especies de escorpiones con cortejo copulatorio comprobado. Se indican los patrones de cortejo del macho y el modo en que sujeta a la hembra en la inseminación. RQ = Roce con quelíceros; RP = Roce con patas; TP = Toma de pinzas de la hembra; TQ = Toma de quelíceros de la hembra.

Especies y familias	Patrones de comportamiento copulatorios	post-copulatorios	Sujeción de la hembra	Referencias (*)
Zabius fuscus (Buthidae)	RQ, RP	-	TP	Peretti, 1991
Leiurus quinquestriatus (Buthidae)	RQ, RP	RQ, RP	TP	Benton, 1992
Paruroctonus mesaensis (Vaejovidae)	RQ	-	TP	Polis & Farley, 1979
Euscorpius flavicaudis (Chactidae)	RP	-	TP + TQ	Benton, 1993

* Se citan exclusivamente los que observaron las conductas de cortejo realizadas durante o después de la inseminación.

Tabla V. Relación entre la presencia del cortejo copulatorio y el tipo de sujeción de la hembra durante la inseminación en las 37 especies de escorpiones estudiadas. TP = Toma de pinzas de la hembra; TQ = Toma de quelíceros de la hembra; T 2do. - 4to. P = Toma del 2do., 3ro. y 4to. par de patas de la hembra.

Condición	Cantidad de especies	Tipo de sujeción de la hembra			
		TP	TQ	TP + TQ	T 2do. - 4to. P + TQ
con cortejo copulatorio	4	3	-	1	-
sin movimiento	12	-	2	3	7
sin mención	16	14	-	2	-
?	5	3	2	-	-
totales	37	20	4	6	7

Tabla VI. Resultado de la transferencia espermática y frecuencia de conductas pre-copulatorias en los apareamientos que presentaron cortejo copulatorio o no en *Zabius fuscus*.

Apareamientos condición copulatoria	N	Espermatóforo (Nro.) y % usados	no usados	Aparición en cortejo pre-copulatorio* RQ	RP	Duración del apareamiento (min.)*
con cortejo	6	(5) 83%	(1) 17 %	40,5 ± 21,5	38,0 ± 16,0	93,5 ± 34,5
sin cortejo	6	(5) 83%	(1) 17 %	28,0 ± 14,0	32,5 ± 17,5	56,0 ± 22,5
totales	12	(10) 83%	(2) 17 %	34,2 ± 19,2	35,2 ± 17,0	75,0 ± 34,5

* Media y desvío estándar.

detalle, se obtiene un 27 % (4/15) con cortejo copulatorio. Además, debe tenerse en cuenta que hay familias como Buthidae y Bothriuridae que han sido más estudiadas por los autores (abarcan el 73 % de las especies consideradas), y otras, como Scorpionidae o Vaejovidae, que lo han sido menos. Esto obviamente limita en parte el estudio comparativo, especialmente en el procesamiento numérico. Teniendo en cuenta que casi todas las especies incluidas en la condición "sin mención" sujetan a la hembra sólo por sus pinzas durante la inseminación, no debería descartarse la posibilidad de que tal vez en algunas puedan existir también conductas de cortejo copulatorio que no han sido registradas. Es llamativo que las especies que presentan cortejo copulatorio fueron analizadas en los últimos quince años, en trabajos relativamente minuciosos. Incluso algunas ya habían sido antes estudiadas por otros autores que no mencionaron la existencia de conductas de cortejo durante la inseminación; esto fue el caso de *L. quinquestriatus* y *E. flavicaudis*. Inclusive, tal como se observó en *Z. fuscus*, puede existir variación intraespecífica en la cantidad de patrones utilizados, y más aún en la presencia-ausencia del cortejo copulatorio (un mismo macho puede hacerlo en un apareamiento y no en otro). De esta manera, como ha señalado Eberhard (1991) por las mismas causas en insectos, la existencia de cortejo copulatorio en escorpiones también podría estar subestimada.

Garnier & Stockmann (1972) citan que los ma-

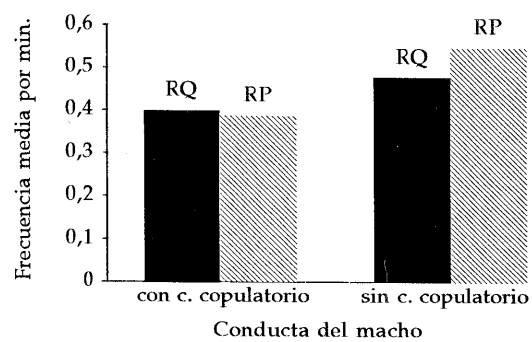


Fig. 6. Frecuencia de aparición de los patrones de conducta RQ y RP durante el cortejo pre-copulatorio en machos de *Zabius fuscus* que después realizaron cortejo copulatorio o no.

chos de *L. quinquestriatus*, *Centruroides vittatus* (Say), *Rophalurus rochai* Borelli, *Tityus trinitatis* Pocock (Buthidae), *Nebo hierochonticus* (Simon) (Diplocentridae) y *Pandinus imperator* (C. L. Koch) (Scorpionidae) realizan vibraciones de alguna parte de su cuerpo una vez separada la pareja después de la inseminación ("juddering post-nupcial"). Esto podría llegar a interpretarse como una conducta de cortejo copulatorio; sin embargo, analizando los trabajos originales se determina que cuando realmente fue citada en Buthidae correspondió a movimientos del macho para despojarse de los restos del flagelo del espermatóforo. En las otras especies, cuando se ejecutó esta vibración, la hembra ya se había alejado del macho o bien éste la realizó cuando volvió a encontrarla en el terrario, tal como lo haría frente a otra hembra. Debe tenerse en cuenta que en los escorpiones, el macho y/o la hembra se alejan casi inmediatamente después de terminada la transferencia espermática (Polis & Sissom, 1990). Por tal motivo, estos casos no han sido incluidos como conductas de cortejo copulatorio, y los datos son pocos y confusos. Sin embargo, no se descarta la participación real de vibraciones que puedan no haber sido mencionadas en los trabajos.

Parecería ser que la forma en que el macho sujeta a la hembra durante la inseminación condicionaría en parte la posibilidad de efectuar o no cortejo copulatorio, por lo menos los patrones RQ y RP (en especial el primero). Esto explicaría por qué -por lo menos a un nivel potencial- el cortejo copulatorio se limita a aquellas especies donde los machos no necesitan utilizar muchas partes de su cuerpo para sujetar a la hembra (quelíceros), permitiendo su posible uso en conductas de cortejo copulatorio.

En relación con lo observado en *Z. fuscus*, si se acepta el supuesto de que el cortejo copulatorio incrementaría las posibilidades de fertilización, tal vez no debería sorprender la ausencia de correlación directa entre su ejecución y el grado de utilización del espermatóforo. El problema parecería ser mucho más complejo. Por ejemplo, puede haber machos que realizan cortejo copulatorio y que si bien sólo una parte del esperma se transfiere a la hembra, éste sea utilizado en mayor medida para la fertilización que si no hubiera efectuado cortejo copulatorio, por más que se transfiera todo. Para confirmar la función del cortejo copulatorio se intentaría testear en el futuro el éxito en la fertilización, teniendo en cuenta además que en *Z. fuscus* existiría fecundación diferida (Peretti, 1993). Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente trabajo sirven para relativizar la influencia estricta que tendría el cortejo copulatorio sobre la cantidad de esperma que se transfiere desde el espermatóforo a la hembra.

En ciertos géneros de insectos, se ha establecido cómo se complementan el cortejo copulatorio y los mecanismos de excitación sexual de los *genitalia* (Eberhard, 1993a, b, c). De acuerdo con lo observado en escorpiones, las cuatro especies con cortejo copulatorio no presentan espermatóforos complejos, sean éstos flageliformes (Buthidae) o incluso lameliformes (Chactidae, Vaejovidae). Por el contrario, la familia Bothriuridae, que aparentemente no tiene cortejo copulatorio, posee entre los lameliformes los espermatóforos más complejos, con toda una serie de estructuras complementarias muy desarrolladas en ciertas especies (espinas, tubérculos, filamentos apicales, etc.) que tendrían una función ajena a la mecánica de inseminación o como barrera para el aislamiento reproductivo (Peretti, 1993). En los espermatóforos del genéro *Brachistosternus* Pocock, estas estructuras alcanzan la mayor complejidad (Maury, 1975; Peretti, 1993). Yo sugerí que algunas de estas estructuras podrían servir para excitar a la hembra durante la inseminación (Peretti, 1993). Esto sería similar a lo que ocurre con estructuras parecidas de los *genitalia* de muchos grupos animales que actuarían a modo de "cortejo interno" (Eberhard, 1985, 1990). Es posible que en las Bothriuridae este tipo de excitación compense la ausencia, debido al mecanismo de sujeción, de cortejo copulatorio.

Comparativamente, las Bothriuridae exhiben un cortejo pre-copulatorio con mayor cantidad de patrones de conducta de excitación sexual que las especies de Buthidae (Peretti, 1993, obs. pers.). Incluso se ha determinado la existencia de comunicación química por medio de feromonas de contacto en los primeros momentos del cortejo (Peretti, 1995a) y la participación de glándulas de secreción externa masculinas que producen sustancias de excitación sexual durante el cortejo (Peretti, en prensa). Por ello, no puede descartarse que también pueda haber algún tipo de interacción química durante o después de la inseminación, contribuyendo así a una subestimación de la presencia de señales de cortejo copulatorio de estos arácnidos. De todas formas, la existencia de un cortejo pre-copulatorio complejo tal vez puede tornar secundaria la realización del cortejo copulatorio, ya que por definición (Eberhard, 1991) aquél también puede inducir los procesos de post-intromisión que incrementen las posibilidades de paternidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. William G. Eberhard (Smithsonian Tropical Research Institute, Universidad de Costa Rica) por la lectura de este trabajo y por sus valiosos aportes y sugerencias al manuscrito. Mi

reconocimiento a Gladys Plazas por su colaboración en los viajes de captura. Mi agradecimiento a dos árbitros anónimos por las críticas y sugerencias que han servido para el perfeccionamiento de este trabajo. El presente estudio fue realizado gracias a una beca postdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina (CONICET).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

ÁBALOS, J. W. & C. HOMINAL. 1974. La transferencia espermática en *Bothriurus flavidus* Kraepelin, 1910 (Bothriuridae, Scorpiones). *Acta Zool. Lilloana* 31(5): 47-56.

ABUSHAMA, F. T. 1968. Observations on mating behavior and birth of *Leiurus quinquestriatus*, a common scorpion species in the central Sudan. *Rev. Zool. Bot. Afric.* 77: 37-43.

ALEXANDER, A. J. 1956. Mating in Scorpions. *Nature* 178: 867-868.

ALEXANDER, A. J. 1957. The courtship and mating of the Scorpion *Ophisthophthalmus latimanus*. *Proc. Zool. Soc. London* 128(4): 529-544.

ALEXANDER, A. J. 1959. Courtship and mating in the Buthid scorpions. *Proc. Zool. Soc. London* 133: 146-149.

ANGERMANN, H. 1955. Indirekte Spermatophorenübertragung bei *Euscorpius italicus* Hbst. (Scorpiones, Chactidae). *Naturwissenschaften* 42 (10): 303.

ANGERMANN, H. 1957. Über Verhalten, Spermatophorenbildung und Sinnesphysiologie von *Euscorpius italicus* Hbst. und verwandten Arten (Scorpiones, Chactidae). *Z. Tierpsychol.* 14: 276-302.

ARMAS, L. F. de. 1980. Aspectos de la biología de algunos escorpiones cubanos. *Poeyana* 211: 1-28.

ARMAS, L. F. de. 1986. Biología y morfometría de *Rhopalurus garridoi* Armas (Scorpiones, Buthidae). *Poeyana* 333: 1-27.

AUBER, M. 1963. Reproduction et croissance de *Buthus occitanus* Amx. *Ann. Scienc. Nat. Zool. (Paris)* 5:273-286.

AUBER-THOMAY, M. 1974. Croissance et reproduction d' *Androctonus australis* (L.) (Scorpiones, Buthides). *Ann. Scienc. Nat. Zool. (Paris)* 16(12): 45-54.

BENTON, T. G. 1992. Courtship and mating in *Leiurus quinquestriatus* (Scorpiones: Buthidae). *Proc. Simp. Spider London*: 83-98.

BENTON, T. G. 1993. The courtship behaviour of the scorpion, *Euscorpius flavicaudis*. *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 9(5): 137-141.

BÜCHERL, W. 1956. Escorpioes e escorpionismo no Brasil. V. Observações sobre o aparelho reprodutor masculino e o acasalamento de *Tityus trivittatus* e *Tityus bahiensis*. *Mem. Inst. Butantán* 27: 121-155.

EBERHARD, W. G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press, Cambridge.

EBERHARD, W. G. 1990. Animal genitalia and female choice. *Am. Sci.* 78: 134-141.

EBERHARD, W. G. 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. *Biol. Rev.* 66: 1-31.

EBERHARD, W. G. 1992a. Copulatory courtship and notes on the natural history of *Ochthera occidentalis* Clausen (Diptera: Ephydridae). *Pan-Pac. Entomol.* 68(4): 261-267.

EBERHARD, W. G. 1992b. Species isolation, genital mechanics, and the evolution of species-specific genitalia in three species of *Macrodactylus* beetles (Coleoptera, Scarabeidae, Melolonthinae). *Evolution* 46(6): 1774-1783.

EBERHARD, W. G. 1993a. Evaluating models of sexual selection: Genitalia as a test case. *Am. Nat.* 142: 564-571.

EBERHARD, W. G. 1993b. Copulatory courtship and genitalic mesh in seven species of *Phyllophaga* (Coleoptera, Melolonthidae). *J. Nat. Hist.* 27: 683-717.

EBERHARD, W. G. 1993c. Copulatory courtship and genital mechanics of three species of *Macrodactylus* (Coleoptera Scarabeidae Melolonthinae). *Ethol. Ecol. Evol.* 5: 19-63.

EBERHARD, W. G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48(3): 711-733.

FRANCKE, O. F. 1979. Observations on the reproductive biology and life history of *Megacormus gertschi* Diaz (Scorpiones: Chactidae: Megacorminae). *J. Arachnol.* 7: 223-230.

GAFFIN, D. D. & P. H. BROWNELL. 1992. Evidence of chemical signalling in the sand scorpion *Paruroctonus mesaensis* (Scorpiones, Vaejovidae). *Ethology* 91(1): 59-69.

GARNIER, G. R. & R. STOCKMANN. 1971. Comportement de la reproduction chez le scorpion *Pandinus imperator* Koch. *En:* C. R. 5ème. Congr. Int. d' Arachnol.: 13-21.

GARNIER, G. R. & R. STOCKMANN. 1972. Étude comparative de la pariade chez différentes espèces de scorpions et chez *Pandinus imperator*. *Ann. Univ. Abidján, Sér. E* 5(1): 475-497.

LOURENÇO, W. R. 1979. La biologie sexuelle et le développement post-embryonnaire du scorpion Buthidae: *Tityus trivittatus fasciolatus* Pessôa, 1935. *Rev. Nordest. Biol.* 2(1/2): 49-96.

MATTHIESEN, F. A. 1960. Sobre o acasalamento de *Tityus bahiensis* (Perty, 1834) (Buthidae, Scorpiones). *Rev. Agric.* 35(4): 341-346.

MATTHIESEN, F. A. 1968. On the sexual behavior of some Brazilian scorpions. *Rev. Bras. Pesquisas Med. Biol.* 1: 93-96.

MAURY, E. A. 1968. Aportes al conocimiento de los escorpiones en la República Argentina. I. Observaciones biológicas sobre *Urophonius brachycentrus* (Thorell, 1877) (Bothriuridae). *Physis* (Buenos Aires) 27(75): 407-418.

MAURY, E. A. 1975. La estructura del espermatóforo en el género *Brachistosternus* (Scorpiones, Bothriuridae). *Physis* (Buenos Aires) C, 34(89): 179-182.

MCALISTER, W. H. 1965. The mating behavior of *Centruroides vittatus* Say (Arachnida, Scorpionida). *Texas J. Sci.* 17(3): 307-316.

PERETTI, A. V. 1991. Comportamiento de apareamiento de *Zabius fuscus* (Thorell) (Scorpiones, Buthidae). *Bol. Soc. Biol. Concepción* 62:123-146.

PERETTI, A. V. 1992. El espermatóforo de *Bothriurus bonariensis* (C. L. Koch) (Scorpiones, Bothriuridae): Morfología y funcionamiento. *Bol. Soc. Biol. Concepción* 63:125-138.

PERETTI, A. V. 1993. *Estudio de la biología reproductiva en escorpiones argentinos (Arachnida, Scorpiones): Un enfoque etológico.* Tesis doctoral, Fac. Cienc. Exactas, Físicas y Nat., Univ. Nac. Córdoba, Argentina.

PERETTI, A. V. 1995a. Análisis de la etapa inicial del cortejo en *Bothriurus bonariensis* (C. L. Koch) (Scorpiones, Bothriuridae) y su relación con el reconocimiento sexual. *Rev. Arachnol.* 11(4): 35-45.

PERETTI, A. V. 1995b. Structure and function of the hemispermatophore and spermatophore of *Bothriurus flavidus* Kraepelin (Scorpiones, Bothriuridae). *Iheringia, Sér. Zool.* (78): 29-37.

PERETTI, A. V. 1996. Comportamiento de transferencia espermática de *Bothriurus flavidus* (Scorpiones, Bothriuridae). *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 55 (1-4): 7-20

PERETTI, A. V. En prensa. Relación de las glándulas caudales de machos de escorpiones (Scorpiones, Bothriuridae) con el comportamiento sexual. *Rev. Arachnol.*

POLIS, G. A. & R. D. FARLEY. 1979. Behavior and ecology of mating in cannibalistic scorpion *Paruroctonus mesaensis* Stahnke. *J. Arachnol.* 7: 33-46.

POLIS, G. A. & W. D. SISSOM. 1990. Life history. *En:* Polis, G. A. (ed.), The biology of scorpions, Stanford University Press, Stanford, pp. 162-223.

PROBST, P. J. 1972. Zur Fortpflanzungsbiologie und zur Entwicklung der Giftdrüsen beim Skorpion *Isometrus maculatus* (De Geer, 1778) (Scorpiones, Buthidae). *Acta Tropica* 29(1): 1-87.

RODRIGUEZ, R. L. & W. G. EBERHARD. 1994. Male courtship before and during copulation in two species of *Xyonysius* bugs (Hemiptera, Lygaeidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 67(1): 37-45.

ROIG ALSINA, A. 1973. Fauna y ecosistema del oeste árido argentino. III. Escorpiofauna de la provincia de Mendoza. *Deserta* 4: 195-208.

ROSIN, R. & A. SHULOV. 1963. Studies on the scorpion *Nebo hierochonticus* (E. Sim.). *Proc. Zool. Soc. London* 140(4): 547-575.

SHULOV, A. & P. AMITAI. 1958. On the mating habits of three scorpions *Leiurus quinquestriatus* (H. & E.), *Buthotus judaicus* E. Sim. and *Nebo hierochonticus* E. Sim. *Arch. Inst. Pasteur d' Algérie* 38(1): 117-129.

THOMAS, R. H. & D. W. ZEH. 1984. Sperm transfer and utilization strategies in arachnids; ecological and morphological constraints. *En:* Smith, R. L. (ed.), Sperm competition and the evolution of animal mating systems, Academic Press, Nueva York, pp. 179-221.

THORNHILL, R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps. Am. Nat.* 122: 765-788.

YADAV, B. E. & R. H. KAMBLE. 1989. Observations on the mating behaviour of *Mesobuthus tamulus tamulus* (Fabricius) (Scorpionida, Buthidae). *En:* Patel, B. H. (ed.), Proc. Nat. Symp. Anim. Behav., The behaviour, Institute of Science, Bhavnagar, pp. 68-74.

ZOLESSI, L. C. de. 1956. Observaciones sobre el comportamiento sexual de *Bothriurus bonariensis* (Koch) (Scorpiones, Bothriuridae). *Bol. Fac. Agron.* 35: 3-10.

Recibido: 25-X-1995
Aceptado: 13-III-1996